

**GYRODINIUM CORSICUM NOV. SP. (GYMNODINIALES,
DINOPHYCÉES), ORGANISME RESPONSABLE
D'UNE «EAU VERTE» DANS L'ETANG MARIN
DE DIANA (CORSE), EN AVRIL 1994.**

Gérard PAULMIER⁽¹⁾, Brigitte BERLAND⁽²⁾, Chantal BILLARD⁽³⁾
et Elizabeth NEZAN⁽⁴⁾

- (1) IFREMER - Place du Séminaire, B.P. 7 - 17137 L'Houmeau
(2) CNRS, Station Marine d'Endoume - Rue de la Batterie des Lions
F 13007 - Marseille
(3) Laboratoire de Biologie et Biotechnologies marines
Université de Caen - Esplanade de la Paix - 14032 - Caen Cedex.
(4) IFREMER - 13, rue de Kérose - Le Roudouic
29900 Concarneau

RÉSUMÉ - En avril 1994, une «eau verte» s'est développée dans l'étang de Diana, en Corse. L'organisme responsable a été rapporté à l'ordre des Gymnodiniales (famille des Gymnodiniaceae) et décrit comme une espèce nouvelle sous le nom de *Gyrodinium corsicum*. Sa place dans le genre *Gyrodinium* est justifiée par le décalage cingulaire supérieur au 1/5 de sa longueur totale. Des notions sur son écologie sont apportées ainsi que sur les conséquences de son efflorescence dans un milieu relativement confiné où prospèrent des exploitations aquacoles. Une éventuelle toxicité de l'organisme n'est pas avérée. L'espèce est comparée avec d'autres Gymnodiniales morphologiquement voisines dont elle se distingue par des caractères particuliers, notamment l'aire sulcale, le pore ventral gauche et l'ornementation du plasmalemma.

ABSTRACT - In April 1994, «green water» developed in the salt-water lake of Diana in Corsica. The organism responsible is attributed to the order Gymnodiniales (family Gymnodiniaceae) and described as a new species under the name *Gyrodinium corsicum*. Its place in the genus *Gyrodinium* is justified by the girdle displacement greater the 1/5 of its total length. Informations on its ecology are given, along with consequences of its proliferation in a relatively confined environment where seafarming flourishes. The possible toxicity of the organism was not confirmed. The species is compared with other morphologically close Gymnodiniales from which it differs by particular features, namely the sulcal region, the left ventral pore and plasmalemma ornamentation.

MOTS-CLÉS - *Gyrodinium corsicum* nov. sp., Gymnodiniale, Dinophycée, «eau verte», étang marin, Corse, systématique, écologie.

KEY WORDS - *Gyrodinium corsicum* nov. sp., Gymnodiniale, Dinophyceae, «green water», salt water lake, Corsica, systematic, ecology.

INTRODUCTION

Les étangs littoraux de Diana et d'Urbino, en Corse orientale, sont fréquemment le théâtre d'efflorescences phytoplanctoniques exceptionnelles, aux conséquences parfois néfastes pour leur économie. Si les ressources halieutiques ne sont que faiblement exploitées, en revanche l'aquaculture avec ses deux volets conchylicole et piscicole, y est relativement prospère.

Ces deux étangs d'origine tectonique, et dont la profondeur atteint 11 mètres à Diana, communiquent avec la mer ouverte par un chenal, ou grau, formant un seuil entre le milieu marin et le domaine paralique. Son niveau, donc son fonctionnement, conditionne en partie l'écologie des étangs en modifiant l'intensité des échanges avec la mer. Durant les périodes où le grau est encombré, le renouvellement des eaux des étangs est réduit, et celles-ci tendent nettement au confinement. A ces moments, en fonction des conditions climatiques établies, l'écosystème paralique peut être plus ou moins perturbé.

Les variations du taux de renouvellement des eaux dans les étangs, créent des situations susceptibles de favoriser, selon les cas, des crises dystrophiques du type «malaigue» (Tournier *et al.*, 1981), ou d'induire des efflorescences phytoplanctoniques inaccoutumées, parfois dominées par les Dinophycées (Anonyme, 1982; Paulmier, 1986). Subséquemment, ou simultanément, des mortalités d'animaux aquatiques peuvent apparaître.

Ces dernières années, plusieurs efflorescences phytoplanctoniques anormales ont été signalées dans ces deux étangs, notamment à Diana (Fig. 1). Elles occasionnent parfois des colorations prononcées de l'eau. Les organismes responsables de ces phénomènes appartiennent le plus souvent à la classe des Dinophycées, notamment aux Prorocentrales qui épisodiquement provoquent des «eaux brunes», en particulier *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller, communes dans les étangs littoraux corses, et aux Gymnodiniales qui selon les espèces, donnent une couleur brune ou verte à la mer lorsqu'elles prolifèrent d'une manière exceptionnelle.

C'est le cas notamment, d'une population d'une Gymnodiniale qui s'est développée dans l'étang de Diana au mois d'avril 1994, provoquant durant quelques jours une importante «eau verte». L'efflorescence qui semble avoir débuté dans les premiers jours d'avril, a eu son maximum d'amplitude après le 10 avril. Le phénomène a perduré jusqu'au 18 du même mois et la durée totale a été d'environ 3 semaines. Par ses principaux caractères morphologiques, son matériel pigmentaire et son écologie, ce taxon, qui n'a pu être rapporté à aucun autre connu, est décrit comme nouvelle espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des échantillons recueillis lors de cette dernière efflorescence ont servi à l'étude de l'organisme, au suivi de son évolution dans l'étang ainsi qu'à la réalisation de tests de toxicité sur les élevages de poissons et à la recherche de toxines propres à l'organisme.

Pour son analyse systématique, cet organisme microplanctonique, a fait l'objet d'observations en microscopie photonique jusqu'à l'immersion, à l'aide d'un microscope NIKON équipé de la combinaison optique 10 x 100; en microscopie interférentielle

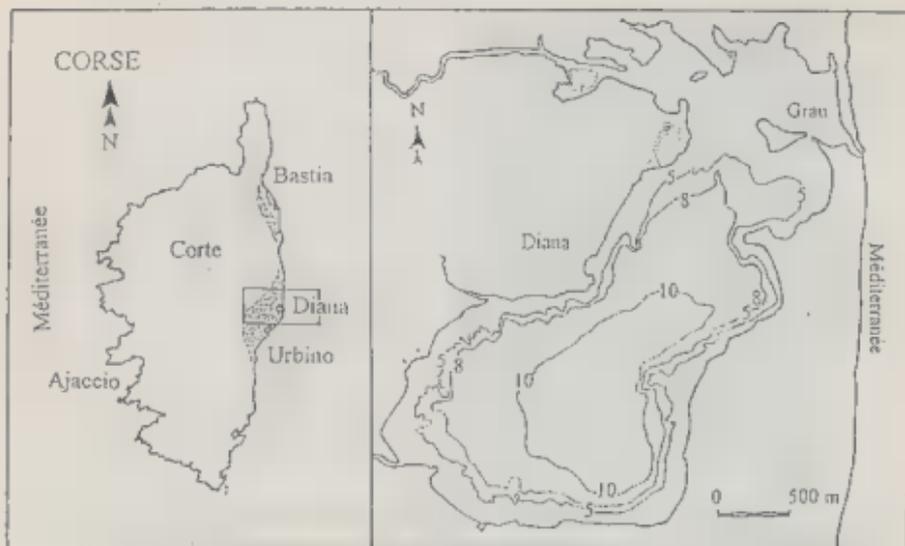


Fig. 1. - L'étang marin de Diana, en Corse orientale.
 Fig. 1 - The salt water lake of Diana, in eastern Corsica.

pour une partie de l'organisation interne avec un appareil LEITZ Orthoplan; et en microscopie électronique à balayage (MEB) pour l'ultrastructure externe. Pour cette dernière technique, les échantillons ont été filtrés sur membrane Nucleopore, rincés à l'eau pure puis déshydratés dans des bains successifs d'éthanol (30, 50, 70%, absolu). L'échantillon est collé sur un plot, passé au point critique puis métallisé à l'or avant observation.

Toutes les observations ont été faites sur du matériel fixé au lugol.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Description de l'organisme

L'examen en microscopie photonique a permis d'obtenir une description correcte des principaux caractères morphologiques de l'espèce, notamment du complexe cingulo-sulcal, de la présence et de l'extension de la gouttière apicale, de l'épaisseur du cortex cellulaire et une approche de la structure externe de l'amphiesma (Fig. 3 a-f). Il est d'ailleurs noté par Takayama (1985), que la gouttière apicale chez plusieurs espèces de Gymnodiniales est visible en microscopie photonique en observant attentivement les spécimens étudiés sous divers angles. Ces premiers travaux ont permis de rapporter ce dinoflagellé au genre *Gyrodinium*, principalement en raison du décalage de la ceinture supérieur au 1/5 de la longueur totale (LT, correspondant également à sa hauteur). Les

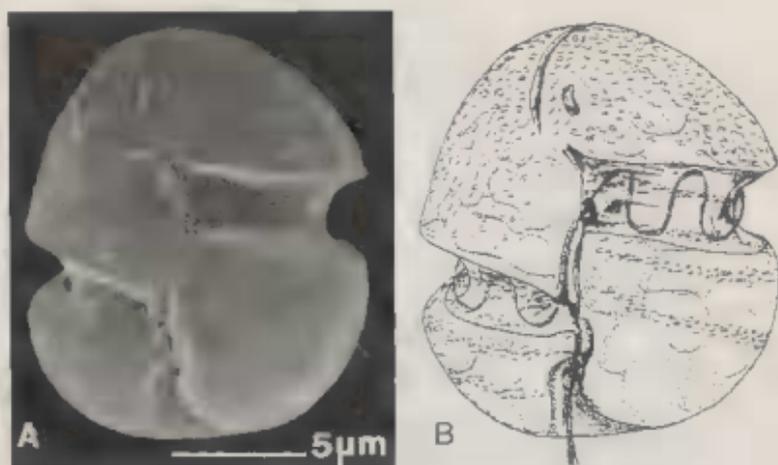


Fig. 2. - *Gyrodinium corsicum* nov. sp., holotype. A - Photographie. B. - Même exemplaire dessiné d'après photographie.

Fig. 2 - *Gyrodinium corsicum* nov. sp., holotype. A. - Photograph. B. - Same specimen drawn after the photograph.

autres détails cytologiques taxonomiques, ont été fournis par les travaux ■ MEB (Fig. 2 et 4) ou en microscopie interférentielle (Fig. 5 a-c).

Gyrodinium corsicum nov. sp.

Cellula nuda, ovoidis lineamentis interruptis cinguli constrictione, nequaquam dorsiventraliter complanata. Epiconus et hypoconus paene aequales, prope in ordinem dispositi. Apex et antapex convexi. Cingulum latum, cavum, sinistra parte delapsa, incondite corrugatum, in longitudinem permeatum duabus ordinibus micro-pustularum, ordine summa minime longe a superiore cinguli margine, ordine ima prope marginem inferiorem. Cingulum amotum circiter tertia parte totius longitudinis. Sulcus patulus in infima parte, angustior ad cinguli junctionem. Quaedam patella angusta inter latus inferius dextrum epiconi et latus superius sinistrum hypoconi, exclusa ab hoc linea suturae. Sulcus habet dejectionem et sinum subjacentem in sinistra hypoconi margine. Sulcus extensus in brevem lineam et obliquam directio ad epiconum. Canaliculus apicalis conclusus in 1/3 anteriore dorsuali et ventraliter sine junctura cum sulco, sed pronus in eum. Amphiesma pingue et granosum, laevius in hypocono ubi microprocessus specie pustuloso disponuntur in duabus lineis parallelis, superiore linea plane subter latus cinguli. Adest rima reniformis, similis grandis pori in latere ventrali sinistro epiconi, non longe ■ base curvata apicalis canaliculi. Nucleus in medio. Circiter 15 chloroplasti dispersi in circuitu. Capsula assurgere potest.

Longitudo: 17 - 24 µm. Latitudo: 12 - 16 µm

Holotypus: Figura 2 A, B.

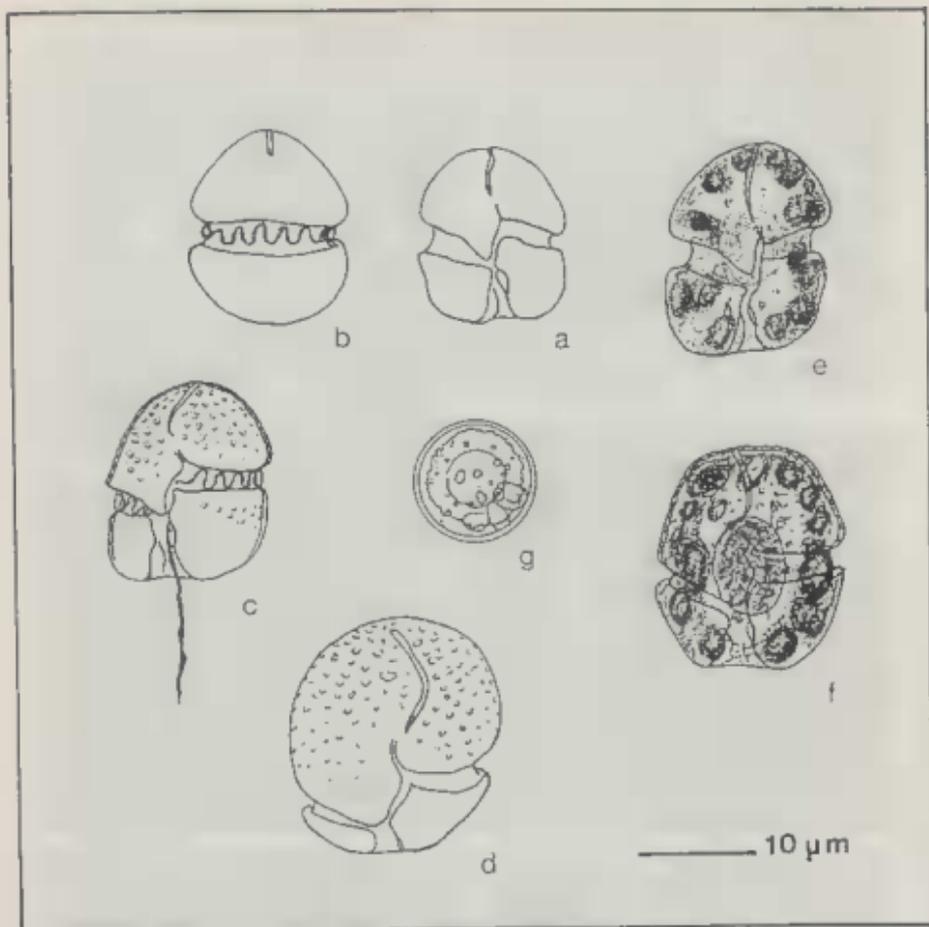


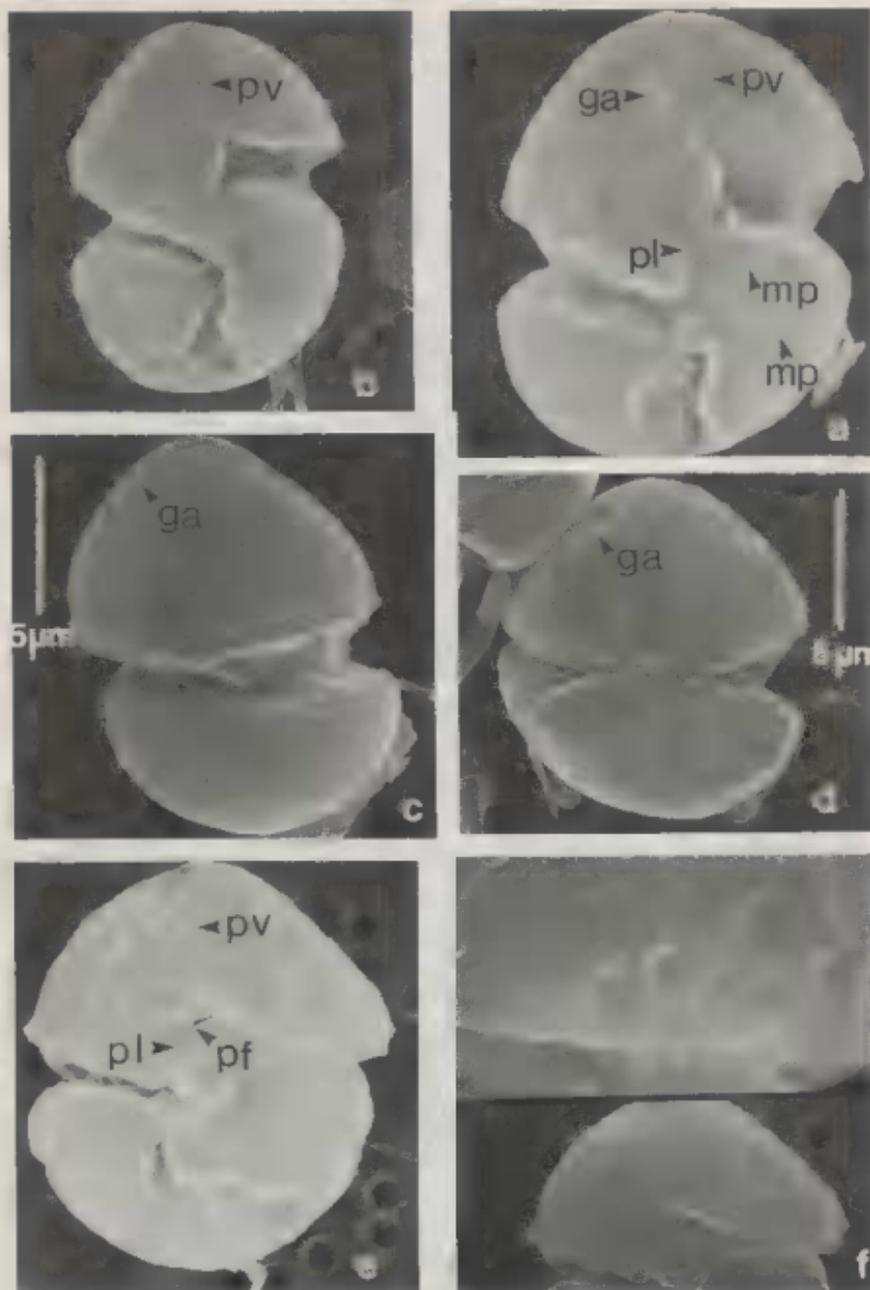
Fig. 3 a-g. - *Gyrodinium corsicum*, d'après les observations faites en microscopie photonique. Outre la forme générale, plusieurs caractères sont visibles: la gouttière apicale, les processus superficiels, l'épaisseur de l'amphiesma.

Fig. 3 a-g - *Gyrodinium corsicum*, from observations carried out with light microscopy. In addition to general shape, many features are conspicuous: apical groove, superficial processes, thickness of amphiesma.

Locus typicus: 9°34' E, 42°08' N. *Stagnum Dianae*, *Cyrnos*, *Tyrrhenum et Mediterraneum mare*.

Diagnosis

Cell naked, shape ovoid except for the cingular constriction, not flattened. Epicone and hypocone about equal in size, almost symmetrically disposed. Apex and



antapex convex. Girdle deep and wide, descending in a left spiral, roughly pleated, with two longitudinal rows of micro-pustules, the upper row just below the upper edge of the cingulum, the lower row running along its inferior edge. Girdle displaced about 0.32 - 0.34 of total body length. Sulcus widened at the base, narrowing at the cingular junction. A narrow "platelet" between the lower right side of the epicone and the upper left side of the hypocone and separated from the latter by a suture. Sulcus with a displacement and an underlying fold on the left side of the hypocone; sulcus extending as a narrow slit onto the epicone. A apical groove present ending dorsally in the upper third of the cell and ventrally without connection with the sulcus but directed toward it. Amphiesma thick and granular, smoother on the hypocone where pustular micro-processes are arranged in two parallel rows, the upper row running just below the cingular edge. A kidney-shaped opening, interpreted here as a large pore, located on the ventral side of the epicone, close to the curved base of the apical groove. Nucleus central. About 15 peripheral chloroplasts. Cysts probably present.

Dimensions: length 17 - 24 μm ; width 12 - 16 μm

Holotype: figure 2 A, B.

Type locality: 9°94' E - 42°08' N. Salt-water lake of Diana, Corsica, Tyrrhenian sea, Mediterranean sea.

Petite gymnodiniale nue, à contour ovoïdal interrompu par la constriction cingulaire, sans aplatissement dorso-ventral ou alors peu accentué. Episome et hypocone sub-égaux, de volume à peu près équivalent, presque symétriquement opposés. Apex hémisphérique ou avec une légère tendance conique, antapex convexe ou faiblement aplati, peu ou pas échancré (Fig. 3 et 4).

Cingulum cavizone, senestre descendant, grossièrement plissé verticalement et dont l'écartement des deux bords se situe entre 0,16 et 0,20 LT. Bord supérieur anguleux, abrupt et légèrement en surplomb; bord inférieur plus arrondi. La ceinture est parcourue dans le sens longitudinal par deux rangées de micro-pustules apparemment disposées sans ordre précis, le rang du haut placé en retrait du bord supérieur, celui du bas longeant le bord inférieur du cingulum (Fig. 2, 4 a-c). Le pore flagellaire transversal est placé tout près du côté droit de l'épisome qui limite le cingulum à la base du sillon épisomique. Chez plusieurs individus fixés au lugol, le flagelle transversal s'est désolidarisé de la cavité cingulaire et apparaît comme un filament spiralé, plus ou moins fibrilleux. La distance entre le bord supérieur gauche du cingulum et son bord inférieur droit, se situe entre 2,4 et 2,88 fois sa largeur moyenne. Le décalage de la ceinture par rapport à la longueur totale, varie de 0,32 à 0,34, soit dans des limites très

Fig. 4 a - f. - a, b, e, f: vue ventrale; c: vue latérale; d: vue latéro-dorsale; f: structure superficielle grossie (encadré). Flèches: ga = gouttière apicale; mp = microprocessus hyposomiques sur 2 rangs parallèles; pf = pore flagellaire; pl = «plaquette ventrale»; pv = pore ventral. (Photographies B. Berland).

Fig. 4 a, b, e, f: ventral view; c: lateral view; d: latero-dorsal view; f: magnified superficial structure (frame). Arrows: ga = apical groove; mp = hyposomic microprocesses in two parallel rows; pf: flagellar pore; pl = «ventral small plate»; pv = ventral pore.

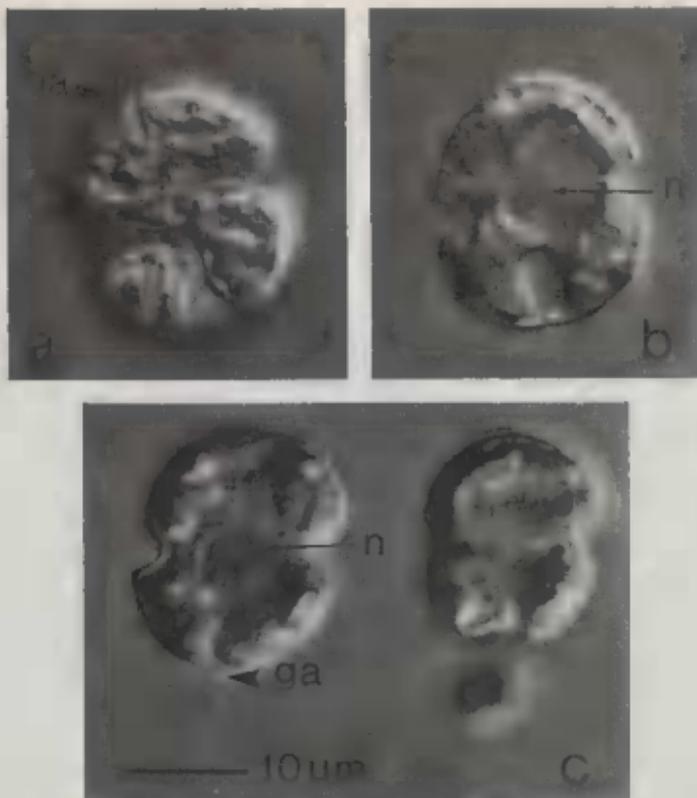


Fig. 5 a-c. - *Gyrodinium corsicum* observé en microscopie interférentielle, montrant les chloroplastes. Flèches: ga = gouttière apicale, n = noyau. (Photographies C. Billard).

Fig. 5 - *Gyrodinium corsicum* observed with interference light microscopy showing chloroplasts. Arrows: ga = apical groove; n = nucleus.

supérieures \approx 1/5 de LT. Ce caractère permet de placer, pour le moment, cette Gymnodiniale dans le genre *Gyrodinium* \approx dépit de son côté artificiel (Kimball & Wood, 1965; Dodge, 1984; Sournia, 1986).

Le sillon ventral est relativement resserré entre les deux extrémités du cingulum. Il forme une structure ayant l'apparence d'une plaque étroite, séparée de l'hyposome à gauche par une fine suture et de l'épissime à droite par un repli bordé de processus pustuleux. Le pore du flagelle longitudinal, rubanné spiralé, paraît situé à la base de cette « pseudo-plaquette », au fond de la cavité sulcale. Cette partie du sulcus est réduite à une simple fente chez quelques individus, la suture gauche étant à peine visible. Chez certaines cellules, apparaît une formation qui pourrait correspondre à un pédoncule ventral. Toutefois, un tel organite n'a pas été formellement vu. Le sulcus se prolonge sur l'épissime par une courte rainure profonde, obliquement disposée vers la

droite par rapport à l'axe apical ou antéro-postérieur, avec lequel elle forme un angle variant entre 40 et 45°. Sur l'hyposome, le sulcus est amplifié, profondément excavé dans sa partie antérieure. Le côté gauche peut présenter un décrochement plus ou moins accentué, avec un pli sous-jacent (Fig. 2, 4 & 5).

L'appareil sulcal est prolongé sur l'épissime par une gouttière apicale qui ne semble pas avoir de connection directe avec l'extrémité antérieure du sulcus, les terminaisons de ces deux organites étant plus ou moins lacunaires (Fig. 2, 4 a,b). La gouttière apicale, aux bords finement carénés, commence ventralement à proximité du sillon épissomique, passe par le vertex et s'arrête dans le 1/3 supérieur dorsal. En vue faciale, elle s'incline vers la partie oblique du sulcus sans le joindre. Il y a cependant des cas où la liaison entre la gouttière et le sulcus est presque assurée (Fig. 4e). Dans d'autres cas, ces deux sillons courent parallèlement sur une petite distance (Fig. 4b). La nature du plancher de la gouttière apicale n'a pu être déterminée.

L'amphiesma, d'aspect granuleux, est relativement solide. Il résiste bien aux agents fixateurs comme le lugol et même au formol jusqu'à des concentrations voisines de 200 ppm, contrairement à la plupart des autres espèces du même groupe qui, sous l'action des fixateurs se lysent ou se déforment jusqu'à devenir indiscernables. Le cortex cellulaire des Dinophycées, assez complexe (Dodge & Crawford, 1970; Kalley & Bisalputra, 1971; Bercakli 1981), est constitué de plusieurs couches de nature différente (Netzel & Dürr, 1984). Chez cette espèce, la couche vésiculaire où se forment les plaques des espèces cuirassées, sous-jacente au plasmalemme et à la fine couche cytoplasmique périphérique, pourrait contenir du matériel relativement solide (Dodge, 1984; Spector, 1984), ce qui éviterait aux cellules de s'affaïsser lors de la fixation.

A l'examen en microscopie photonique, l'épaisseur de l'amphiesma est nettement perceptible. Selon les individus, elle est de l'ordre de 0,5 à 0,7 µm. Cela est probablement dû à l'importance de la couche vésiculaire. La nature tourmentée de la membrane externe de l'amphiesma sur l'épissime est également bien visible en MP, quoique d'interprétation difficile. L'observation en MEB montre que la surface est formée d'un relief fait de structures légèrement bosselées plus ou moins aplaties sommitalement, avec le bord externe largement arrondi, en arc de cercle, et surplombant de petites dépressions caviteuses ou cratériformes, irrégulièrement arrangées, donnant à l'ensemble un aspect lunaire (Fig. 4f). Quelques poroïdes sont disséminés sur l'épissime, notamment au-dessus du cingulum.

A noter sur le côté ventral gauche, au-dessus du sillon sulcal et près de la base incurvée de la gouttière, la présence d'une ouverture réniforme, pouvant être assimilée à un gros pore, tantôt largement béante (Fig. 2, 4a), tantôt réduite à une simple fente (Fig. 4b, e). Il est possible que ce « pore » puisse être ouvert ou fermé par l'organisme en fonction de circonstances à déterminer.

Le plasmalemme est plus lisse sur l'hyposome. Il porte une structure caractéristique, constituée de micro-processus d'aspect pustuleux, parfois contigus à de petites dépressions, disposées sur deux rangées parallèles joignant les côtés opposés et décalés de l'hyposome bordant le sulcus. Le premier rang longe le bord inférieur du cingulum, le second est situé presque médialement sur l'hyposome. Leur écartement est entre les 2/3 et les 4/5 de la largeur du cingulum.

Ces premiers travaux n'ont pas permis de déceler des écailles sur l'amphiesma.

L'organisation interne a été moins bien définie. Le noyau non enfermé dans une capsule périmoléculaire, est relativement volumineux, son diamètre varie de 8 à 10 µm selon la taille des cellules, et occupe une position centrale. Il semblerait comporter quelques inclusions nucléiques (Fig. 5b), et posséder une micro-structure chromosomique périphérique, disposée radialement, rappelant les micro-filaments nucléaires observés par Stone & Vesik (1982) chez *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka (= *G. splendens* Lebour).

Les examens en microscopie interférentielle et en MP, ont montré la présence de matériel pigmentaire coloré en vert, rapporté à des chloroplastes, d'aspect variable, parfois assez allongés, bien individualisés, dont le nombre serait environ de 15, répartis à la périphérie, 6 dans l'épicône et un peu plus dans l'hypocône. La nature des pigments n'a pas été analysée et il n'a pas été vu de pyrénoloïde. La présence de matériel endosymbiotique n'est pas à écarter, quoique, apparemment, il n'y aurait pas constitution d'un réseau comme Watanabe *et al.* (1990), ont pu l'observer pour *Lepidodinium viride*. De leur côté, Wilcox & Wedemayer (1984), citent une cryptomonadine endosymbiotique chez *Gymnodinium acidotum* Nygaard.

Les échantillons quasi-monospécifiques prélevés à Diana contenaient, avec cette gymnodiniale, des corps discoïdes ou lenticulaires, à paroi épaisse, au contenu diffus, mesurant 12 à 15 µm dans le diamètre (Fig. 3g). Leur aspect général comme leur dimension les font ressembler à des formes d'enkystement. Ce point devra être confirmé ainsi que leur appartenance à l'espèce en question. Les kystes connus de gymnodinales sont aujourd'hui très rares (Sournia *et al.*, 1992).

Dimensions des cellules: 17 à 24 µm pour la longueur totale et 12 à 16 µm pour la largeur.

Étymologie: *corsicum* épithète relative à la Corse.

Holotype: Figure 2 A, B.

Localité type: 9°34' E - 42°08' N. Étang de Diana, mer Tyrrhénienne, Méditerranée.

Habitat: système lagunaire marin, température de l'eau 14 - 15° C. La salinité n'a pas été mesurée au moment de l'échantillonnage, mais pour l'époque (avril), les valeurs fluctuent entre 34 et 35 ‰ (Paulmier, 1986). La Gymnodiniale occupe tout l'étang entre 0 et 11 mètres, mais le prélèvement a été effectué à 0,3 m sous la surface.

Les proliférations récentes de Gymnodinales dans les étangs corses

Une liste des Dinophycées des étangs corses de Diana et d'Urbino ainsi que du secteur marin adjacent a déjà été établie (Paulmier, 1986). Elle ne mentionne pas les petits dinoflagellés non identifiés du groupe des Gymnodinales, cependant très abondants et parfois co-dominants durant les efflorescences observées en 1984. D'autres proliférations phytoplanctoniques ont eu lieu en 1987 et 1989, impliquant des Gymnodinales et surtout des Proocentrales, occasionnant des mortalités de mollusques dans les élevages conchylicoles.

Plus récemment trois efflorescences ont été signalées, en particulier à Diana. En mars 1993, accompagnées par d'autres Dinophycées, plusieurs Gymnodinales se sont

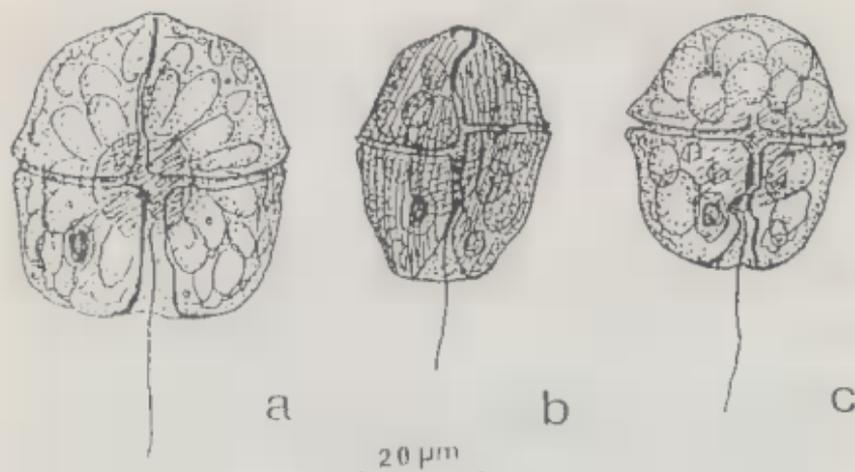


Fig. 6 a-c. - Principales Gymnodinales des proliférations de mars 1993, dans l'étang de Diana: a = *Gymnodinium* sp. (proche de *G. variable*); b = *Gymnodinium striatissimum*; c = *Gymnodinium* sp.
 Fig. 6 - Main gymnodinial blooms in the month of March 1993, in the salt water lake of Diana: a = *Gymnodinium* sp. (close to *G. variable*); b = *Gymnodinium striatissimum*; c = *Gymnodinium* sp.

développées dans cet étang. Au moins cinq espèces ont été répertoriées dont *Gymnodinium striatissimum* Hulburt (Elbrächter, 1979) (Fig. 6a-c) et une espèce voisine de *Gymnodinium variable* Herdman (Dodge, 1982).

En août 1993, prolifère une Gymnodinale coloniale rapportée à *Gymnodinium* sp. d'après des caractères visibles en MP, notamment le faible déplacement cingulaire. Elle forme des chaînes de 2 à 8 cellules. Le cytoplasme est de couleur jaune-vert et ses dimensions entre 15-19/17-21 μm .

Une efflorescence plus importante a lieu en septembre - octobre 1993, due à une population phytoplanctonique paucispécifique, largement dominée par une espèce énigmatique attribuée à *Gymnodinium* sp. mais présentant des analogies avec *Gymnodinium* cf. *nagasakiense*. Des mortalités de poissons ont coïncidé avec le développement, à une époque où les deux principales variables hydrologiques sont pour la température: $24^{\circ}4 \pm 0^{\circ}3$ C, et pour la salinité: $36,6 \pm 0,3$ ‰ (Bodennec *et al.*, 1994; Arzul *et al.*, 1994).

Ecologie et conséquences du développement de *G. corsicum* dans l'étang de Diana

Pour le moment, le seul habitat connu de ce protiste est l'étang de Diana, sur la côte orientale corse, qu'il a occupé dans toute son étendue en avril 1994, mais d'une manière non uniforme, souvent distribué en nuages très denses. Il est probable qu'il se trouve également dans l'étang voisin d'Urbino, même s'il n'a pas encore été cité pour cet

endroit. Lors de sa floraison à Diana, les conditions hydrologiques sont de type tempéré, 14 et 15° C durant la poussée maximale. Cette petite Gymnodiniale a dû apparaître à la fin du mois de mars ou début d'avril. Son évolution, relativement lente au début, s'est accélérée après le début d'avril, moment où ses effets sont nettement perçus par les observateurs. A cette date, il est dénombré 2 10⁵ cellules par litre près des cages d'élevage. Le 11 avril, *Gyrodinium corsicum* culmine à 126 10⁶ cellules par litre dans des nuages denses bien limités dans l'espace. Entre le 12 et le 18 avril, le nombre de cellules reste relativement élevé, entre 4 10⁵ et 10⁶ par litre. En fait, ce nombre varie en fonction de plusieurs facteurs: le lieu, l'heure, les conditions de prélèvement. Une migration verticale liée à l'éclairement a été observée (J.C. Raymond, com. pers.). Ce protiste serait doté d'un phototropisme positif modéré. Un ensoleillement direct trop intense le maintient dans des couches d'eau moins exposées. La présence de chloroplastes verts suggèrent une nutrition autotrophe. Toutefois, la forme et la structure interne du sulcus postérieur (Fig. 5b), ainsi que la possible présence d'un pédoncule, ne doit pas faire exclure la possibilité de nutrition phagotrophique. D'ailleurs ces deux fonctions ne sont pas incompatibles, comme cela a déjà été observé (Larsen, 1988).

Les températures relativement basses en avril, c'est-à-dire au moment du développement de *Gyrodinium corsicum*, ne semblent pas encore propices pour induire des phénomènes subséquents très préjudiciables à cet écosystème paralique, par exemple des risques d'anoxie. Cependant des mortalités de poissons associées aux «eaux vertes» ont été signalées (J.C. Raymond, com. pers.). Il s'agit dans presque tous les cas d'animaux élevés en cages, lous (*Dicentrarchus labrax*) et daurades (*Sparus aurata*) qui n'ont pas la possibilité d'éviter les fortes concentrations de *G. corsicum* et qui sont plus ou moins affectés par le phénomène. Les mortalités ont d'ailleurs été variables et sans corrélation significative avec les densités d'organismes par litre. Des concentrations dans des prélèvements de surface, de 2 10⁵ et 5 10⁵ cellules par litre ont pu provoquer d'importantes mortalités. Dans un autre cas, une concentration de 10⁶ cellules/litre semble avoir été bien tolérée par les poissons des mêmes élevages. En fait, il semble que plusieurs facteurs interviennent sur les affections causées par la présence de la Gymnodiniale: l'état physiologique et métabolique des poissons, la densité de *G. corsicum*, l'heure (donc l'éclairement), l'oxygénation, etc... (J.C. Raymond, com. pers.). Il n'a pas été relevé de mortalités anormales chez les populations pisciaires naturelles, qui ont probablement pu tirer profit du comportement de *Gyrodinium corsicum* et passer à travers les plus fortes concentrations sans dommage.

La recherche des toxines a été effectuée sur une population apparemment en fin de cycle, avec une densité de *Gyrodinium corsicum* inférieure à 10⁴ cellules par litre et un phytoplancton diversifié, riche en Procoentrales (G. Bodennec, com. pers.).

Sur cet échantillon peu significatif, tous les tests effectués: hemolytiques, allostériques et analyses chromatographiques pour la recherche des acides gras, se sont révélés négatifs, hormis une faible action inhibitrice sur la croissance de la diatomée *Chaetoceros gracilis*. Les toxines, déjà identifiées dans des cultures de *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* ou décelées lors de la prolifération phytoplanctonique de l'automne 1993, n'ont pas été retrouvées (Bodennec et al., 1994).

Ces éléments ainsi que les remarques précédentes, montrent que les mortalités de poissons peuvent avoir eu une autre cause qu'une possible toxicité de cette Dinophycée. Elles peuvent être liées, d'une part aux densités de Gymnodiniales, d'autre part à l'absence de liberté de mouvements des poissons d'élevage. D'importantes concentrations de Gymnodiniales ont été observées ■ voisinage des branchies sur des poissons moribonds, ce qui peut laisser supposer une mort par asphyxie (J.C. Raymond, comm. pers.).

Comparaison avec d'autres espèces du groupe *Gymnodinium*/*Gyrodinium*

Peu de Gymnodiniales ont été étudiées à l'aide de la microscopie électronique, ce qui, par conséquent, réduit le champ des comparaisons avec d'autres taxons du groupe. En tout état de cause, elles ne peuvent s'appliquer qu'aux caractères connus indiscutables.

Les aires sulcales et cingulaires de *Gyrodinium corsicum*, la gouttière apicale et son débordement dorsal, la structure épisomique et surtout hyposomique du plasmallemme ainsi que l'ouverture pré-cingulaire ventrale réniforme ou fendue, apparentée à un pore, sont les principaux attributs de ce protiste qui, pour le moment, est placé dans le genre *Gyrodinium* en raison du déplacement cingulaire constamment et nettement supérieur au 1/5 de sa longueur totale.

D'autres espèces équipées de chloroplastes verts ou appartenant à la même classe de taille, comme *Gymnodinium pyrenoidosum* Horiguchi et Chihara, ou encore ayant en plus une convergence morphologique comme *Gymnodinium* sp. (Midorishio) (Fukuyo *et al.*, 1990), ne peuvent être confondues avec *Gyrodinium corsicum*, en raison de l'absence de gouttière apicale chez la première, l'absence d'ornement superficiel, l'aire cingulo-sulcale différente et la taille plus grande pour la seconde.

La comparaison avec les autres Gymnodiniales vertes étudiées seulement en MP est plus délicate, car tous les détails ultra-structuraux n'ont pu être perçus par leurs auteurs (Kofoid & Swezy, 1921; Biecheler, 1952; Hulburt, 1957; Dodge, 1982; Paulmier, 1992, 1994). En nous basant sur nos propres observations ■ MP qui nous ont permis de préciser plusieurs caractères, à l'exception de la partie antérieure du sulcus, du gros pore ventral épisomique et de la structure particulière de la membrane externe sur l'hyposome, qui n'ont pu être vus, ainsi que l'aire comprise entre la base de la gouttière apicale et la fin du sulcus, impossible à bien définir par cette technique, on ne peut rattacher l'espèce corse à aucune autre connue.

C'est ainsi qu'il est possible de différencier *Gyrodinium corsicum* d'une autre Gymnodiniale également responsable d'«eaux vertes», qui prolifère surtout l'été sur les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique depuis 1982 et qui, pour cette raison est dénommée *Gymnodinium* "sp. 1982" (Sournia *et al.*, 1992). Les distinctions entre ces deux Dinophycées portent essentiellement sur l'aire sulcale, étroite et sigmoïde chez cette dernière espèce et se prolongeant sur l'épicône dans l'axe longitudinal, jusqu'à l'apex (Sournia *et al.*, 1992, p. 5, fig. 1g). De plus l'ouverture ne dépasse pas le 1/5 de sa longueur totale ce qui, par convention, l'a fait classer dans le genre *Gymnodinium*. Les autres détails taxinomiques importants n'étant pas visibles sur les illustrations, ni mentionnés dans la diagnose relative à *Gymnodinium* "sp. 1982", ces deux Gymnodiniales ne peuvent être rapportées au même taxon. Il existe cependant une convergence

morphologique, bien que la forme soit un caractère variable, entre *Gyrodinium corsicum* et les individus représentés sur la figure 1 A,C,E,F, page 5 (Sournia et al., 1992). Signalons enfin que ces deux espèces ne résistent pas de la même façon au lugol et qu'elles ne semblent pas privilégier le même habitat.

Une autre espèce responsable d'«eaux vertes» sur les côtes françaises, entre la baie de Vilaine et la Gironde, attribuée au genre *Gymnodinium*, citée par Lassus (1988), est trop incomplètement déterminée pour être comparée à *G. corsicum*. Elle serait de dimension plus grande, 30 à 35 µm.

Il ne semble pas y avoir d'identité avec d'autres *Gymnodiniales* «vertes» précédemment décrites qui, pratiquement, sont toutes classées dans le genre *Gymnodinium* et donc caractérisées par un faible déplacement cingulaire, ni avec celles du genre *Gyrodinium* morphologiquement voisines. Ainsi, *Gyrodinium corsicum* ■■ peut pas être confondu avec *Gymnodinium maguelonnense* Biecheler qui diffère par la forme de la gouttière apicale et la taille plus grande (Biecheler, 1939), ni avec *Gyrodinium aureolum* et *Gyrodinium respiciens* de Hulburt (1957) dont il se distingue essentiellement par les dimensions, la forme du sulcus et apparemment l'absence de gouttière apicale chez ces dernières et peut être même la couleur des plastes. L'espèce *Gyrodinium glaebum*, également décrite par Hulburt, est comparable à la *Gymnodiniale* corse par les dimensions, le cingulum creux et le déplacement de la ceinture, mais tous les autres caractères manquent et Hulburt (1957) note l'absence de chloroplastes.

D'autres taxons à plastes bruns ou jaunâtres sont morphologiquement proches de la *Gymnodiniale* corse. C'est le cas de la forme réduite de *Gymnodinium cf. nagasakiense* Adachi et Fukuyo, dont les dimensions sont similaires (16-27 µm) à celles de *Gyrodinium corsicum* (Partensky & Sournia, 1986; Partensky et al., 1991). Elle s'en distingue par son décalage cingulaire, la gouttière apicale inclinée ventralement vers la gauche et non rectiligne, le pore apical pré-cingulaire gauche, les processus d'aspect granuleux sur la membrane externe et en particulier leur arrangement sur l'hyposome, enfin l'absence d'aplatissement dorso-ventral marqué. *Gymnodinium cf. nagasakiense* est largement distribué dans les eaux côtières de l'Atlantique nord, depuis la Norvège jusqu'à l'Espagne et en France, des côtes bretonnes de la Manche et de l'Atlantique jusqu'à l'embouchure de la Vilaine, où elle provoque parfois des eaux colorées brunes et des mortalités d'organismes marins (Sournia et al., 1991). Ces remarques montrent que ces deux espèces se distingueraient également par des manifestations externes différentes et l'habitat, bien que la présence de la dernière espèce nommée ait été soupçonnée dans l'étang de Diana en octobre 1993 (Bodennec et al., 1994).

L'espèce de l'étang de Diana est aussi très proche du taxon japonais *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami ex Oda (= *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi). Elle s'en différencie par les mêmes caractères que ceux du taxon *Gymnodinium cf. nagasakiense*, par ailleurs très voisin de l'espèce sus-citée (Fukuyo et al., 1990).

Enfin l'espèce *Gyrodinium galatheanum* (Braarud) Taylor (basionyme = *Gymnodinium galatheanum* Braarud) se rapprocherait peut être le plus de *G. corsicum*. Cette espèce a été redéfinie par Larsen & Moestrup (1989) et récemment introduite dans le genre *Gyrodinium* par Taylor (1992) sur la base du décalage cingulaire. La présence d'un pore épisomique ventral, sans autre précision et la présence d'un pédoncule, sont

notés par Taylor. Par ailleurs, le périplaste de ce petit dinoflagellé serait également relativement résistant ■ agents fixateurs (Lassus, 1980; Taylor, 1992). Le prolongement sulcal en forme de gouttière, l'ornementation de l'amphiesma, le nombre de plastes (4 contre 15) et les dimensions sensiblement plus petites de *G. galatheanum*, différencient pour le moment, ces deux taxons. A cela, on peut ajouter que *G. corsicum* provoque des «eaux vertes» et *G. galatheanum* des «eaux rouges» (Braarud, 1957) et que cette dernière espèce est ichthyotoxique, ce qui n'est pas démontré pour *G. corsicum*.

CONCLUSION

La place de *Gyrodinium corsicum*, compte tenu de la définition actuelle du genre (Sournia, 1986) et des caractères de l'espèce, ne semble pas poser de difficultés. Elle fait partie d'un groupe de Gymnodiniales décrites d'après des observations en microscopie électronique, caractérisées par une gouttière apicale relativement indépendante du sulcus, débordant sur la face dorsale, et d'un décalage plus ou moins prononcé du cingulum. C'est le cas de *Gymnodinium breve* Davis, *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami ■ Oda, *Gymnodinium cf. nagasakiense* Adachi et Fukuyo, *Gymnodinium* sp. "type '84 K", *Gymnodinium* sp. (Midorishio) et peut être *Gyrodinium galatheanum* (Braarud) Taylor. Presque toutes les espèces citées sont classées dans le genre *Gymnodinium* probablement sur le seul fondement du décalage cingulaire. Elles se différencient nettement d'espèces dépourvues de gouttière apicale, à plasmalemme peu orné et représentées par *Gymnodinium pyrenoidosum* Horiguchi et Chihara, ou à plasmalemme fortement orné et représentées par *Gymnodinium abbreviatum* Kofoid et Swezy ou encore *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka. De même *Gyrodinium corsicum* paraît éloigné des *Gyrodinium* dont la gouttière apicale peut être interprétée comme une extension du sulcus terminée en boucle simple ou plus complexe à l'apex, comme *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee (Takayama, 1985), et plus encore des grands *Gyrodinium* à amphiesma strié ou côtelé et à fort décalage cingulaire comme *Gyrodinium spirale*, *G. britannicum* ou *G. obtusum*, etc. A la suite de ces remarques, il apparaît que, dans l'avenir, des remaniements seront probablement effectués à l'intérieur du groupe *Gymnodinium/Gyrodinium*. La gouttière apicale ou son absence, le prolongement sulcal ou non sur l'épisme, sa terminaison en acrobasc ou en boucle ouverte ou fermée, sont des éléments possibles de distinction spécifique (Takayama, 1985). Des divisions avaient déjà été opérées dans le groupe des dinoflagellés «nus» sur la base de ces caractères (Biecheler, 1934; 1952; Chatton & Hovasse, 1934). La présence de pores particuliers, le type d'ornementation de la pellicule externe pourront apparaître aussi comme d'intéressants critères taxinomiques de différenciation. Sur le principe de caractères spéciaux, quelques espèces avaient été sorties du groupe et replacées dans de nouveaux genres tels que *Balechina*, *Aureodinium*, *Symbiodinium* ou encore *Sclerodinium* (Taylor, 1976, 1983; Dodge, 1967, 1981). Plus récemment, Watanabe *et al.* (1990) ont créé le genre *Lepidodinium* pour une Gymnodiniale au périplaste couvert d'écaillés.

La présence chez *Gyrodinium corsicum* d'une sorte de «plaquette sulcale», observée comme telle, ainsi que sa thèque relativement plus résistante que celle de beaucoup d'autres Gymnodiniales, peuvent avoir une certaine valeur taxinomique. La pseudo-plaque est d'ailleurs d'interprétation difficile. Est-ce une plaquette du même type que celles des Dinophycées cuirassées ? Et dans cette éventualité, représente-t-elle les prémices d'une évolution vers une thèque tabulée ou au contraire, est-ce un élément relicté ou sans signification particulière ? Des plaques ou des rudiments de plaques ont déjà été observés dans la couche vésiculaire de quelques Gymnodiniales: *Amphidinium carteri* (Dodge & Crawford, 1968), *Katodinium* sp. (Dodge & Crawford, 1970), *Gymnodinium fuscum* (Dodge & Crawford, 1969). Selon Mignot (1970), les plaques de *Gymnodinium*, pourraient être un stade de développement des plaques de *Peridinium*. Le sens de l'évolution vers un développement des plaques ou au contraire vers leur régression, n'est pas encore un problème résolu, bien qu'il y aurait une tendance à considérer les formes «nues» ou peu renforcées, comme plus primitives que les formes totalement cuirassées, en ■ fondant sur les types de zoospores d'organisation gymnodinioïde ou sur les premiers stades mobiles issus de la germination des kystes chez les dinoflagellés cuirassés (Dodge, 1983). Dans le contexte des gymnodinioïdes, la position de *Gyrodinium corsicum*, éventuellement des formes affines, est difficile à définir. Une hypothèse possible, compte tenu des connaissances actuelles, serait de la situer à la frontière des espèces cuirassées et des espèces à périplasma fin, dépourvu de structure solidifiante. Des informations restent à obtenir sur cette petite Gymnodiniale, notamment la composition pigmentaire encore à définir et la structure interne de la paroi. Elles feront l'objet de recherches ultérieures.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Monsieur J.P. Angeli et son équipe du Laboratoire de Santa Maria Poggio, en Corse, qui se sont chargés des échantillonnages, Monsieur G. Bodennec et son équipe, du Laboratoire DEL/Écologie de Brest, qui ont effectués les analyses relatives à la recherche de toxines ■ Monsieur J. Coq qui a bien voulu se charger de la traduction latine.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1982 - Les étangs corses. Niveaux trophiques - Critères d'aménagement. *Rapp. SOMIVAC - ISTPM*, 99 p.
- ARZUL G., BODENNEC G., ERARD E. & GENTIAN P., 1994 - Fish kills and *Gymnodinium cf. nagasakiense* in Corsica (France). *Harmful Algae News* 8: 7.
- BIECHELER B., 1934 - Sur le réseau argentophile et la morphologie de quelques péridiniens nus. *Compte rend. Soc. biol.*, 115: 1039-1042.
- BIECHELER B., 1939 - Sur deux péridiniens nouveaux des eaux saumâtres des environs de Sète. *Bull. Zool. Soc. France*, 64: 12-18.
- BIECHELER B., 1952 - Recherches sur les Péridiniens. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. 36: 1-149.
- BODENNEC G., ARZUL G., ERARD-LE DENN E. & GENTIAN P., 1994 - *Gymnodinium sp.* dans l'étang de Diane (Corse), septembre-octobre 1993. *Tests biologiques et analyses chimiques*. RI - IFREMER, DEL/ 94. 07/ Brest, pp. 1-20, 3 annexes.

- BORCAKLI M., 1981 - *Péridiniens littoraux de la région de Montpellier*. Thèse 3ème cycle, Univ. Montpellier, 95 p., 11 pl.
- BRAARUD T., 1957 - A red water organism from Walvis Bay (*Gymnodinium galatheanum* n. sp.). « *Galathea* » Rep. 1: 137-138.
- CHATTON E. & HOVASSE R., 1934 - L'existence d'un réseau ectoplasmique chez les *Polykrikos* et les précisions qu'il fournit à la morphologie Péridinienne. *Compte rend. Soc. biol.*, 115: 1036-1039.
- DODGE J.D., 1967 - Fine structure of the dinoflagellate *Aureodinium pigmentosum* gen. et sp. nov. *Brit. Phycol. Bull.* 3 (2): 327-336.
- DODGE J.D., 1981 - Three generic names in the dinophyceae: *Herdmania*, *Sclerodinium* and *Triadinium* to replace *Heteraulacus* and *Goniodoma*. *Brit. Phycol. J.*, 16: 273-280.
- DODGE J.D., 1982 - *Marine dinoflagellates of the British Isles*. H.M.S.O., London, vi, 303 p., incl. 8 pl.
- DODGE J.D., 1983 - Dinoflagellates: investigation and phylogenetic speculation. *Brit. Phycol. J.* 18: 335-356.
- DODGE J.D., 1984 - Dinoflagellate taxonomy. In Spector D.L. (Ed.), «*Dinoflagellates*», pp. 17-42, Academic Press Inc., 545 p.
- DODGE J.D. & CRAWFORD R.M., 1968 - Fine structure of the Dinoflagellate *Amphidinium carteri*. *Protistologica* 4 (2): 231-242.
- DODGE J.D. & CRAWFORD R.M., 1969 - The fine structure of *Gymnodinium fuscum*. *New Phytol.* 68: 613-618.
- DODGE J.D. & CRAWFORD R.M., 1970 - A survey of thecal fine structure in the Dinophyceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 53-67.
- ELBRÄCHTER M., 1979 - On the taxonomy of unarmored dinophytes (Dinophyta) from the Northwest African Upwelling region. "Meteor" *Forsch. Ergebnisse R.D.* 30: 1-22.
- FUKUYO Y., TAKANO H., CHIHARA M. & MATSUOKA K., 1990 - *Red tide organisms in Japan. An illustrated taxonomic guide*. Uchida Rokakuho, Tokyo, Japon. 430 p.
- HULBURT E.M., 1957 - The taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. *Biol. Bull.* 112 (2): 196-219.
- KALLEY J.P. & BISALPUTRA T., 1971 - *Peridinium trochoideum*. The fine structure of the thecal plates and associated membranes. *J. Ultrastr. Res.* 37: 521-531.
- KIMBALL J. J.F. & WOOD E.J.F., 1965 - A dinoflagellate with characters of *Gymnodinium* and *Gyrodinium*. *J. Protozool.* 12 (4): 577-580.
- KOFOID C.A. & SWEZY O., 1921 - The free living unarmored Dinoflagellata. *Mem. Univ. Calif.* 5: 1 - 562, pl. 1-12.
- LASSUS P., 1980 - *Mise à jour des données sur les organismes responsables d'eaux colorées. Extension au microplancton produisant des toxines*. Rapp. ISTPM, Nantes, 164 p. + suppl.
- LASSUS P., 1988 - *Plancton toxique et plancton d'eaux rouges sur les côtes européennes*. DERO - IFREMER, 111 p.
- LARSEN J., 1988 - An ultrastructural study of *Amphidinium poecilochroum* (Dinophyceae), a phagotrophic dinoflagellate feeding on small species of cryptophytes. *Phycologia* 27 (3): 366-377.
- LARSEN J. & MOESTRUP O., 1989 - *Guide to Toxic and Potentially Toxic Marine Algae*. Fish Inspection Service, Danish Min. of Fish., Copenhagen, 61 p.
- MIGNOT J.P., 1970 - Remarques sur le développement du réticulum endoplasmique et du système vacuolaire chez les Gymnodiniens. *Protistologica* 6: 267-281.
- NETZEL H. & DÜRR D., 1984 - Dinoflagellate cell cortex. In Spector D.L. (Ed.), «*Dinoflagellates*», pp. 43-105, Academic Press Inc., 545 p.
- PARTENSKY F. & SOURNIA A., 1986 - Le dinoflagellé *Gyrodinium cf. aureolum* dans le plancton de l'Atlantique nord: identification, écologie, toxicité. *Cryptogamie Algol.* 7 (4): 251-275.

- PARTENSKY F., GENTIEU P. & SOURNIA A., 1991 - *Gymnodinium cf. nagasakiense* = *Gyrodinium cf. aureolum* (Dinophycées). In A. Sournia et al., «Le phytoplancton nuisible des côtes de France - de la biologie à la prévention», IFREMER - CNRS, 154 pp., Brest.
- PAULMIER G., 1986 - Contribution à l'étude du microplancton des étangs corses de Diana et Urbino et du secteur marin adjacent. *Rev.Trav. Inst. Pêches marit.* 48 (3-4) "1984": 161-175.
- PAULMIER G., 1992 - *Catalogue illustré des microphytes planctoniques et benthiques des côtes normandes*. RI - DRV, 92. 007 - RH, Le Robert, Martinique, 107 p., incl. 16 pl.
- PAULMIER G., 1994 - Les dinophycées pélagiques et benthiques du Golfe de Gascogne - Sud de la Bretagne à Arcachon. *Ann. Soc. sci. nat. Charente Marit.* 8 (3): 289-344, 24 pl.
- SOURNIA A., 1986 - *Atlas du phytoplancton marin*. Vol. I. Ed. CNRS, Paris, 219 p.
- SOURNIA A., BELIN C., BERLAND B., ERARD-LE DENN E., GENTIEU P., GRZEBYK D., MARCAILLLOU-LE BAUT C., LASSUS P. & PARTENSKY F., 1991 - *Le phytoplancton nuisible des côtes de France. De la biologie à la prévention*. IFREMER - CNRS. Brest: 154 p.
- SOURNIA A., BELIN C., BILLARD C., CATHERINE M., ERARD-LE DENN E., FRESNEL J., LASSUS P., PASTOUREAUD A. & SOULARD R., 1992 - The repetitive and expanding occurrence of a green bloom-forming dinoflagellate (Dinophyceae) on the coasts of France. *Cryptogamie Algol.* 13 (1): 1-13.
- SPECTOR D.L., 1984 - *Dinoflagellates*. Orlando Academic Press, XIV, 545 p.
- STONE J. & VESK M., 1982 - Intracellular microfilaments in a dinoflagellate. *Micron* 13: 335-336.
- TAKAYAMA H., 1985 - Apical grooves of unarmored Dinoflagellates. *Bull. Plank. Soc. Japan* 32 (2): 129-140.
- TAYLOR F.J.R., 1976 - Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A Report on material collected by the R.V. « Anton Bruun » 1963-1964. *Bibliotheca bot.* 132: 1-234, pl.1-46.
- TAYLOR F.J.R., 1983 - Possible free-living *Symbiodinium microadriaticum* (Dinophyceae) in tide pools in Southern Thailand. *Endocytobiology* 2: 1009-1014.
- TAYLOR F.J.R., 1992 - The taxonomy of harmful marine phytoplankton. *Giorn. Bot.Ital.* 126 (2): 209-219.
- TOURNIER H., HAMON P.Y. & LANDREIN S., 1981 - Synthèse des observations réalisées par l'I.S.T.P.M. sur les eaux et le plancton de l'étang de Thau de 1974 à 1980. *Rev. Trav. Inst. sci. tech. Pêches marit.* 45 (4): 283-318.
- WATANABE M.M., SUDA S., INOUE I., SAWAGUCHI T. & CHIHARA M., 1990 - *Lepidodinium viride* gen. et sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyta), a green dinoflagellate with a chlorophyll a - and b - containing endosymbiont. *J. Phycol.* 26: 741-751.
- WILCOX L.W. & WEDEMAYER G. J., 1984 - *Gymnodinium acidotum* Nygaard (Pyrophyta), a dinoflagellate with an endosymbiotic cryptomonad. *J. Phycol.* 20: 236-242.